談大豆莖頂伸育與著莢習性

⊙文／詹國連・林順福
魏趨開・黃惠娟
農試所農藝系

台灣栽培的大豆品種（由左至右）：高雄選10號、台南選1號、台農15號。

▲ 農試所種原中的有限

一・概述

早年文獻記述，大豆的生育或著莢習性(Growth or pod-bearing habit)，與四季豆相似，可分成有限無限兩型；當時的界說是：有限型的植株主莖中央部位的莢果濃密著生，最頂端的則成齊平狀，而在分枝上的莢果成稀疏狀，無限型的莢果相當均勻，稀稀的分佈在主莖和所有的分枝上，在主莖上的莢，且明顯地由基部朝頂端減少。有限型植株的另外一特性，是主莖末端上一總狀花序作結束，並著生好幾個莢果，"Peking"是最佳代表性品種；相反的，無限型植株的莖頂沒有花序作結束，主莖上每節的莢果數，在達到頂部時會漸漸械少，而在頂尖上通常只有一個莢果，"Illini"是典型的無限型品種。二型相比，後者的株高通常較高，節數較多。

稍後Woodworth在遺傳上發現，無限對有限爲顯性，且係單對基因(Dt dt)遺傳。他在品種Manchu x Ebony的回交後代分離行系所得資料（僅就莖上諸性狀比較）如下：

莖頂型	有 限	無 限
株數	21	57
株高(cm)	94±6.70	131±1.01
節數	18.6±2.3	26.0±0.22
每株種子產量(g)	7.4	10.2

資料亦顯示，二型的節間長度略相似，所以，二型在株高上的差別是由於節數之故。因之，因子Dt dt不但使二型莖頂的莢果著生習性有區別，且可使節數有別。

二・分布

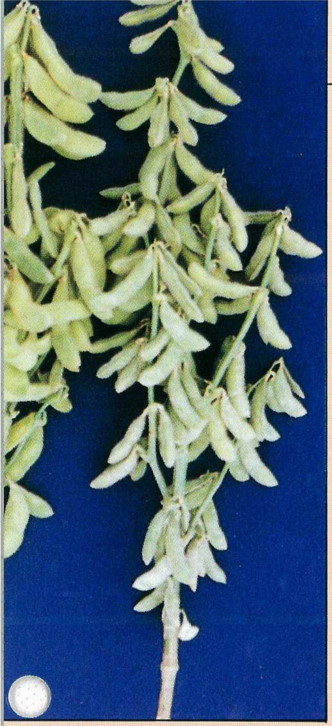
在美國北部及加拿大，除少數一兩個外，大致都是種無限型品種，有學者把Richland, Hawkeye和Patoka分類爲有限型，但這些品種和其他北方的無限型品種差不多，在南方種的品種，則獨一無二的是有限型。北方的品種可追蹤它們的祖先是來自中國北方，那裡種的大豆，無限型佔絕大多數，更向中國南方，則兩型品種均有，而在日本及韓國則是有限型天下（筆者按目前台灣兩型皆有，圖1、2）。美國南方流行的有限型品種，大多來自這些國家。

三・進展

大豆莖頂雖然有相當大的差異，但大多數的品種可分成有限及無限兩類。儘管過去眾多學者專家在描述上各異，但所述均是有關此兩性狀。研究者指出，此二型主要的差別是，無限型的植株在開花後一段甚長的時期，株高和葉片都在繼續生長；但有限型在開花起或開花稍後，莖的生長便告結束。美國南部學者亦指出，莖的生長不是在開花後，就是在開花後繼續一段很短的時間便停止。

兩型植株的生活史並無差別，從停止開花、莢果成熟、以致於植株枯亡等各項過程，都是一致的。學者亦敘述有限型的莖係終止在一束花序上，但無限型則否，這點尙缺解剖學上的驗證報告。在正常情況下，所有大豆在上部節的葉腋上，及在頂端節上都具有總狀花序（一種無限花序型），到底這最上部的總狀花序是生在葉腋的或頂生的，並無證明。因之，依照植物學上有限生長嚴格定義來解釋，莖的生長是停止在芽上，那麼所有大豆都可能是有限生長，或都是無限型生長。就觀察二型的差別而言，多半是歸因於莖停止生長的時間上，而不是莖終止的方式上。因此，可明白的說，有限型的莖是突然停止生長的。

招致有限型莖停止或終止



生長最主要的因素，是莖生長停止後，莖的直徑仍繼續生長，此一結果使得莖頂端生長較粗大，可用來區別其爲有限型。而無限型的品種則生長成尖端較細的莖；同時在莖上部附近，幾乎只有一點點或根本沒有（直徑）側面的生長。大豆在短日環境下，可使成熟期提早，或處在不利的生長條件時，此二型品種可能難以辨別。

四．近貌

雖然，來自世界各地大豆品種莖頂的終止結束形式有甚大差異，然在無限型品種Harosoy和Clark的回交族群中，卻正好是可區分爲三類外表型：

a)有限型：在開始開花時，莖的生長便突然停止，使得莖短，節少、由下至頂端都粗大，並且在末端的節上有長的花序。

b)半有限型：莖的頂端生長，是在開花後一段時間（同無限型花期那樣長的期間）內，偶然的停止，使得上端的莖尖端漸細長，較無限型上端的莖較粗較短，明顯可分。同時，在正常狀況下，半無限型的莖在停止生長節上，有一串較長花序，將來有5-10或更多著莢。

c)無限型：開花後的好幾週，莖、節、及葉等均繼續生長，莖及上部的葉片，朝上部細小的節漸次變小，每節的莢數愈向上愈少，到最頂端的節上甚少有超過三莢的。有限型植株較好區分，但偶而在後代試驗中，半無限型及無限型植株會被分錯；遮陰或倒伏會使半無限植株變得纖細，表現出無限株形貌，而無限型莖頂尖受到蟲害或其它傷害的刺激，會顯出有限型株貌。在近似同源族群內，若植株間的競爭減到最小程度，又沒有倒伏，並且莖未受到傷害，其分類應該是準確的。

(Dt_1-dt_1)基因

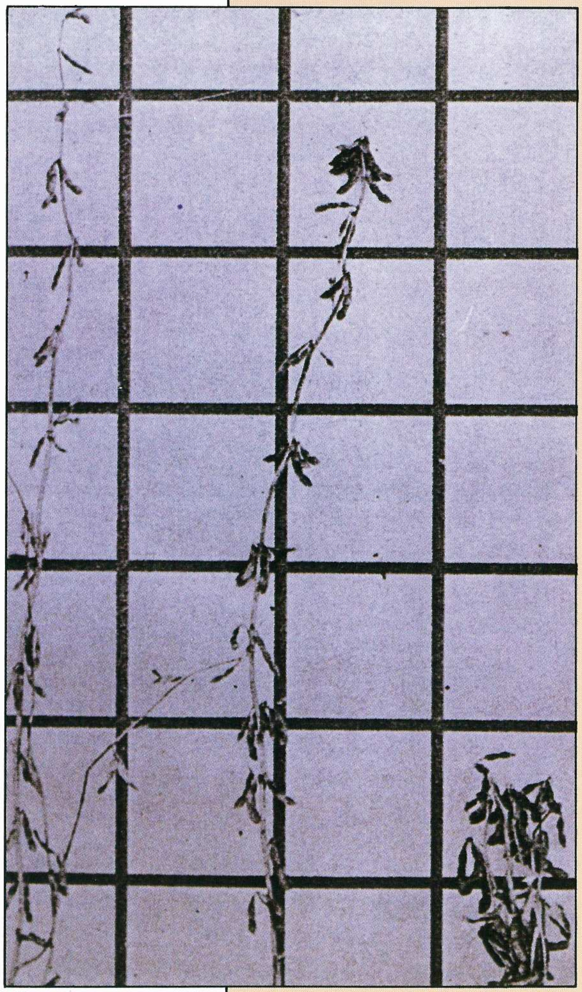
Bernard在觀察無限x有限型品種雜交組合後代結果，肯定早期先驅學者Woodworth的單基因控制說，並就其基因符號Dtd加上數字，成爲Dt_1dt_1供今後採用。而他在許多有限x有限型品種組合中，發現各組合中有數百F2株，一致均爲有限型族群，證實T145, T245, DARE,GILL等許多品系或品種都具有相同的dt_1基因，而當以有限型互爲親本時，育種家常會發現全是有限型後代，可知該基因是非常廣泛的出現。因而可推想所有無限型的品種（包括野生大豆在內），均具有Dt_1等位基因。

前人報告在有限型莖的遺傳上，主張無限株的表型爲顯性，然而Bernard觀查許多較高株有限型間組合的雜種族群，常分離爲無限和有限兩類。他爲了要在一致遺傳背景下更精確的研究此現象，把來自F2之Dt_1-dt_1之97BC_5F_3的植株，區分爲三類莖頂形態，並觀查其在F_4的表現。結果有23株有限型在F_4爲純育品系(bred true)，其因子型應爲dt_1dt_1；49株半無限型在F_4分離時，除一株後代爲無限型（因子型爲Dt_1Dt_1）外，其餘96株後代均有限及無限株，所以其因子型應爲Dt_1dt_1；至於25株無限型株，在F_4分離時，22株爲無限株，其因子型應爲Dt_1Dt_1，其餘3株則證明爲Dt_1dt_1。這些資料指出的事實是，當在異質結合時，dt_1具有對植株生長的作用，因此它不完全是隱性。

(Dt_2-dt_2)基因

兩個在遺傳種原中的純育品系T117和T176被認定爲半有限型，其因子型應是異質結合的Dt_1dt_1。然而其莖的停止

▼ 田間成熟的大豆植株莖頂形貌，由左至右：無限型(Harosoy)，半有限型(Harosoy-Dt_2)及有限型(Harosoy-dt_1)



生長比dt_1dt_1的品種要晚，使得其莖較長。在分離族群中，這型的表現與dt_1不同，其遺傳行爲是受一顯性基因控制，Bernard並定該基因爲Dt_2。在以這兩個純育品系與無限型品種(Clark和Harosoy)雜交，各F_2族群分類結果，發現半有限型株比期望的75%大約減少了10%；然而在1960年隨機由F_2中取樣種植成F_3的後代試驗結果，表現出係單基因遺傳。顯然F_2的差異是由於在F_2時，把某些Dt_2-植株，錯分成爲無限型之原故。

爲了要產生更爲純質一致的遺傳背景材料，用來研究並確證Dt_2-的遺傳模式及其作用，他以回交法轉移Dt_2到Clack和Harosoy（二者均爲無限型）中，在每次回交時均選拔半無限型的F_1植株，其中在Harosoy的BC_1-BC_5的回交中，共選得20株半無限株，32株無限型株；而在Clark方面，選得48株及50株。兩類回交後代F1的比率近於1:1，與期望值無顯著差異，頗爲符合。而另外一組$Harosoy^2xT176$和$Clark^2xT176$的F1的比率亦近1:1（各別爲5:4及13:15）。

就BC_1-BC_5F_1內的半無限株後代試驗，及F_2、F_3時後代植株型的遺傳觀之，Dt_2性狀係單基因所控制；更由$Clark^6xT117$的F4單株性狀觀之，亦非常近于3:1的適合比率。再者，觀查些回交育成品系，並以之與來自有T117（半有限）親緣的品系雜交，發現其中之T207品系同時含有Dt_2及Dt_1基因。在田間Dt_2dt_2和Dt_2Dt_2植株的外形相同，然而初步得知，Dt_2dt_2植株稍高數公分，而更多完全的資料可證明dt_2非全爲隱性。

採用Dt_2作爲在Clark和Harosoy遺傳背景下半有限型的基因，是用以和有限型dt_1dt_1表型相對。然在其他遺傳背景的修飾因子下，可使帶Dt_2-植株的株高和dt_1dt_1的株高相同；同樣，有限型dt_1dt_1品種的株高和在Harosoy及Clark回交後代的植株（帶Dt_2-基因者）相同或更高；因之，在不熟知的遺傳背景下，除非進行遺傳試驗，不可能確定有限型株到底是dt_1或dt_2。更且，其他遺傳因素亦可改變無限株的表現型，如Richland品種，有時幾乎與Clark-Dt_2或Harosoy-Dt_2的有限型相同，但若以Dt_2和dt_1品系予以測交，在F_2的分離代中，完全出現無限型株，故Richland應是Dt_1dt_2。

Dt_1-dt_1及Dt_2-dt_2基因的組合

爲了要調查dt_1和Dt_2可能是等位或連鎖遺傳，以及要研究其表型的交感作用，Bernard及進行Harosoy和Clark似同源品系遺傳背景（有限x無限）間的雜交，dt_1的非輪迴親分別爲T245及T141，Dt_2的迴親則均爲T117。這些F_2後代按其植株外表株莖頂形貌分成三型，結果適合於上位基因dt_1對Dt_2-dt_2的兩獨立基因座分離

比(1:11:4)；此項結果在F_3後裔（F_2的隨機樣株）試驗資料，再次得到證實。再把F_2和F_3後代植株合起來分類，則Dt_1dt_1與Dt_2-植株全爲半無限型植株；而另一項部份的成功是把F_2的植株區分爲較高和較矮兩類，並發現Dt_1dt_1的植株，平均較$Dt_1Dt_1Dt_2$-的高出8公分。

(Ni_1Ni_2Gh)基因

但依中興大學曾富生教授，Thseng & Hosokawa, 1972之另一種伸育性分類標準，即以開花後主莖增加的節數與成熟期主莖節數之比值(DGH)爲分類標準（DGH=0%者爲有限型，DGH≦50%者爲半無限型，DGH>50%者爲無限型），研究其遺傳因子時(Thseng F. S., 1974)，發現大豆伸育性程度受三對基因Ni_1Ni_2Gh，半無限型爲Ni_1Ni_2gh。

型間性狀比較

總結了純種的BC_5同源基因品系Harosoy和Clark dt_1和Dt_2的作用。知Dt_2減低了Harosoy平均株高的15%，Clstk 12%；反之，dt_1的作用更大，各別減低61%及45%。dt_1的縮短（矮小）作用，可有效的防止倒伏，但Dt_2卻缺少一致抗倒伏的作用。不論植株生長差別爲何，Dt_2對種子產量並無作用；dt_1亦同，有亦只有一點點，即使在極矮小的Harosoy dt_1系統，種子產量亦僅減少了28%。

值得提出的是表中兩品種（輪迴親）及其Dt_2的同源品系，於1964-1965在25-30個廣泛不同環境的地區，參加地區合作育種試驗結果，平均表現除Harosoy-Dt_2較Harosoy（輪迴親）稍稍抗倒伏外，其餘依輪迴親到同源品系有與下表相同表現之趨勢。以產量而言，在某些地區是有顯著差異，但各品種與同源品系的總平均卻非常相似。

大豆品種Harosoy和Clark及其近同源品系於6處試驗部份平均之農藝性狀(1964-1965)產量(Kg/0.01ha)

品種	產量	倒伏等級	株高 cm	品種	產量	倒伏等級	株高 cm
Harosoy	29.7	2.0	99	Clark	33.0	1.7	105
Harosoy-dt1	21.3	1.0	39	Clark- dt1	32.0	1.2	58
Harosoy-Dt2	29.0	1.7	84	Clark-Dt2	32.9	2.0	92
LSD(0.05)	2.4	0.5	7		2.5	0.4	4

倒伏等級：分5級：1（直立），5（全倒伏地）

五．結語

大豆有限型莖（dt_1，突然停止）對無限型莖（Dt_1，莖尖端較細）的遺傳，通常是受單對基因所控制，然就遺傳背景研究時，異質結合子(Dt_1dt_1)的外表型，表現出中間型或半有限型，類似這種異質結合子的莖型，出現在某些純育品種上，並知是受單一顯性基因(Dt_2)所控制。兩型品種雜交時，F_2出現的比率爲1（無限）：11（半有限）：4（有限），且dt_1對Dt_2dt_2具上位作用。

dt_1和Dt_2的主要作用，都是加速莖頂端的生長，降低植株高度和減少節數；但前者的效果較後者大得多。在Urbana試驗二無限型推廣品種Harosoy和Clark的同源品系的dt_1和Dt_2結果，指出株高各別受dt_1降低45%及61%，受Dt_2降低12%及15%，種子產量被dt_1減少些許，Dt_2則無影響；dt_1對倒伏的抗性有增進的一致作用，而在某些場合，Dt_2也有增進作用。二者對成熟期、百粒重、及種子成分等，有時稍有影響。

基於可能利用之抗倒伏性及其他有利作用，美國伊利諾州農業試驗場已經把Dt_2基因加入育種計畫中。同樣，dt_1基因亦利用中，但因dt_1的矮化作用，當引入北方較高大的無限型品種時，必須與開花晚或是增加莖生長的因子型相結合，或同時與此二者相結合，才可能稱心如意。

註　本篇摘譯自a. Woodworth, C. M., 1933. Genetics of the soybean. J. American Society of Agronomy 25:41. 及b. Bernard, R. L., 1972. Two genes affecting stem termination in soybeans. Corp Sci. 12:235-239. 及c.參考曾富生．1974．大豆伸育性之育種學研究III．伸育性程度及其構成畏素之遺傳分析（英文），中華農學會報新85:13-21.5.